

УДК 576.895.121

**О ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ UNCIUNIA RAYMONDI (CESTODA:
CYCLOPHYLLIDEA: DILEPIDIDAE)**

© В. Д. Гуляев, Л. А. Ишигенова

От спонтанно инвазированных жуков-трупоедов (*Geotrupes*) (Insecta) и кивсяков (*Cylindrojulus*) (Myriapoda) на Северо-Восточном Алтае описаны цистицеркоиды цестоды *Unciunia raymondi* Gigon, Beuret, 1991 (Cyclophyllidea, Dilepididae) — паразита дроздов (*Turdus*) Палеарктики. Установлена идентичность цистицеркоидов *U. raymondi* и *Ditestolepis diaphana* sensu Kisilewska, 1960. Развиваясь внутри фибриллярной оболочки, метацестода *U. raymondi* на стадии позднего сколексогенеза отделяет церкомер от зачатка цисты. Пластинчатый церкомер не содержит первичной лакуны и лишен мускулатуры. Его первоначально гладкая поверхность постепенно становится бороздчато-складчатой. В результате распада отдельных участков церкомерная пластинка оказывается перфорированной, а ее края — глубоко изрезанными. Проведено сравнение метацестод *E. raymondi* с криптоцерками Dilepididae, также развивающимися внутри фибриллярной оболочки. Учитывая своеобразие морфогенеза церкомера, цистицеркоид *U. raymondi* выделен в самостоятельный морфоэкологический тип — плакоцерк (placocercus).

В 1960 г. Кисилевская (Kisilewska, 1960) обнаружила у жуков-трупоедов *Geotrupes stercorosus* в Беловежской Пуще цистицеркоиды цестод с рудиментарным и невооруженным хоботком. Польская исследовательница описала их как личиночную форму гименолепидидной цестоды *Ditestolepis diaphana* (Cholodkowsky, 1906) Soltys, 1952 — широко распространенного паразита палеарктических бурозубок рода *Sorex* (Insectivora). Согласно ее данным, *Geotrupes* успешно заражались гексакантами *D. diaphana* в эксперименте (Kisilewska, 1960). Однако наши многократные попытки экспериментально заразить *G. stercorosus* синкапсулами *D. diaphana*, полученными при вскрытии бурозубок (*Sorex* spp.), неизменно оказывались безуспешными. Причина этих неудач стала понятна лишь после исследования морфологии цистицеркоидов *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960, повторно обнаруженных нами у спонтанно инвазированных жуков-трупоедов на Алтае. В действительности они оказались ларвоцистами цестоды *Unciunia raymondi* Gigon, Beuret, 1991 (Cyclophyllidea, Dilepididae) — паразита дроздов Палеарктики. Настоящее сообщение посвящено описанию этих цистицеркоидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение жизненного цикла *U. raymondi* проводилась в 1999–2000 гг. в черневой тайге в окрестностях Телецкого научно-производственного филиала Института систематики и экологии животных СО РАН, расположенного на

берегу Телецкого озера (Северо-Восточный Алтай). Цистицеркоиды *U. raymondi* обнаружены у 12 из 360 исследованных жуков-трупоедов *Geotrupes stercorosus*, а также у 1 из 98 кивсяков *Cylindrojulus* sp. (Diplopoda). Вскрытие членистоногих проводили в стандартном растворе Рингера-Локка. Обнаруженных метацестод исследовали и фотографировали *in vivo* с помощью фазово-контрастного микроскопа Axiolab и микрофотокамеры МС-80. Морфологию сколекса цистицеркоидов изучали на тотальных препаратах личинок, заключенных в жидкость Фора-Берлеза.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цистицеркоиды *U. raymondi* локализовались под серозной оболочкой на наружной поверхности кишечника жуков и диплопод. Интенсивность инвазии 1—23, при средней интенсивности заражения 4.8 экз. В единственном зараженном кивсяке найдено 7 ларвоцист. Обнаруженные в жуках метацестоды *U. raymondi* находились на разных стадиях морфогенеза, что позволило выявить ряд особенностей их развития.

Стадия позднего сколексогенеза (все размеры приведены в мм). Развивающаяся метацестода находится внутри тонкой (0.004—0.005) фибриллярной оболочки, образованной железистым тегументом личинки на более ранних стадиях ее развития (рис. 1, 1). Сколекс метацестоды сформирован: рудиментарный хоботок втянут в хоботковую сумку, присоски дефинитивной формы и размеров (0.8 × 0.9). Проспективная часть тела метацестоды — сколекс и зачаток стробилы не инцистированы (рис. 1, 2). Уплощенный дорсовентрально зачаток цисты шириной 0.21 содержит крупную первичную лакуну. К этому моменту церкомер отделен от зачатка цисты, из-за чего последний занимает терминальное положение в теле метацестоды. Он расположен полукольцом вокруг шейки. Церкомер 0.4—0.5 × 0.1—0.15, сильно уплощен дорсовентрально, с гладкой поверхностью, без признаков первичной лакуны и, кроме того, неподвижен.

Инвазионный цистицеркоид (рис. 1, 3). Наружная сферическая фибриллярная оболочка цистицеркоида 0.39—0.5 в диаметре и 0.004—0.005 толщины. Пространство между фибриллярной оболочкой и цистицеркоидом заполнено уплощенным лентовидным церкомером. Внутреннюю часть ларвоцисты занимает циста, 0.25—0.32 × 0.25—0.29. Циста уплощена в дорсовентральном направлении (рис. 1, 4). Она очень подвижна, ее движения напоминают систолические сокращения сердца. В ее передней и задней частях находятся глубокие вырезки, в которых открываются соответственно инвагинационное отверстие и экскреторный атриум. Инвагинационный канал без переднего замыкательного клапана (т. е. без свисающего в полость трубчатого инвагинационного канала). Стенка цисты утолщена неравномерно: 0.015—0.03 наименьшей толщины в средней части цисты; вокруг инвагинационного канала достигает 0.05—0.07 толщины. Стенка цисты двухслойная: ее внутренний слой образован инвагинированной шейкой. Наружный слой цисты не кутикулярирован (сохраняет цитоны тегумента). Слой гликокаликса на тегументе цисты 0.001—0.002. Сильно развит слой продольных субтегументальных мышц, поэтому при сокращении цисты ее ширина всегда больше длины. В паренхиматозном слое инвагинированной шейки находятся многочисленные экскреторные тельца, образующие два плотных скопления вокруг инвагинационного канала цисты.

Центральная часть цисты занята сколексом 0.12—0.14 × 0.17—0.2. На вентральной и дорсальной поверхностях сколекса расположены по две бокало-

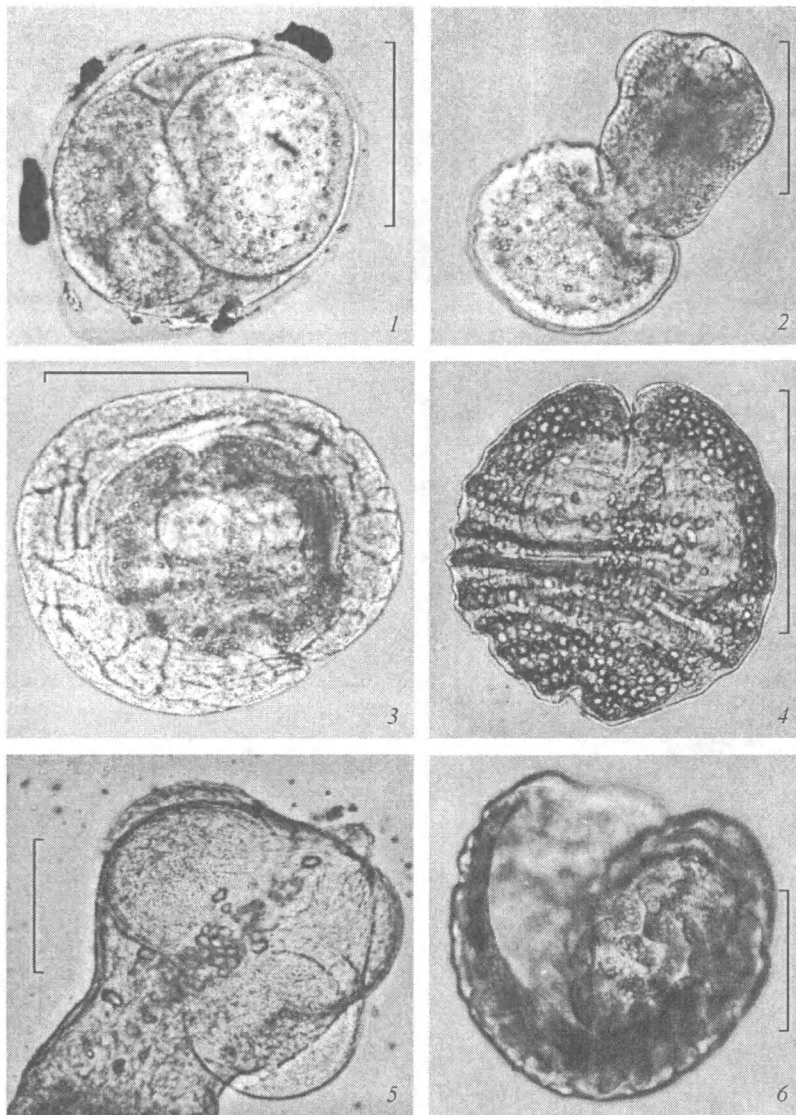


Рис. 1. Цистицеркоид *Unciunia raymondi*.

1 — развивающаяся метастеода на стадии позднего сколекогенеза; 2 — она же без фибриллярной оболочки и церкомера; 3 — метастеода с инцистированным сколексом на стадии интенсивного образования экскреторных телец; 4 — она же без фибриллярной оболочки и церкомера; 5 — эксцистированный сколекс личинки; 6 — церкомер. Масштаб: 1—4, 6 — 0.2 мм; 5 — 0.1 мм.

Fig. 1. Cysticercoid *Unciunia raymondi*.

видные присоски $0.09-0.1 \times 0.08-0.09$ с хорошо развитым мышечным валиком (рис. 1, 5). Они не смыкаются друг с другом. Имеется хорошо выраженный рострум. Сколекс невооруженный. Хоботок редуцирован и глубоко втянут внутрь хоботковой сумки, 0.1×0.04 . Ростеллум $0.04-0.6 \times 0.2-0.32$. Шейка полностью инвагинирована.

Церкомер лишен мускулатуры, неподвижен и не содержит первичной лакуны (рис. 1, 6), $1.05-1.19$ длины и $0.38-0.39$ ширины. Его форма изменяется

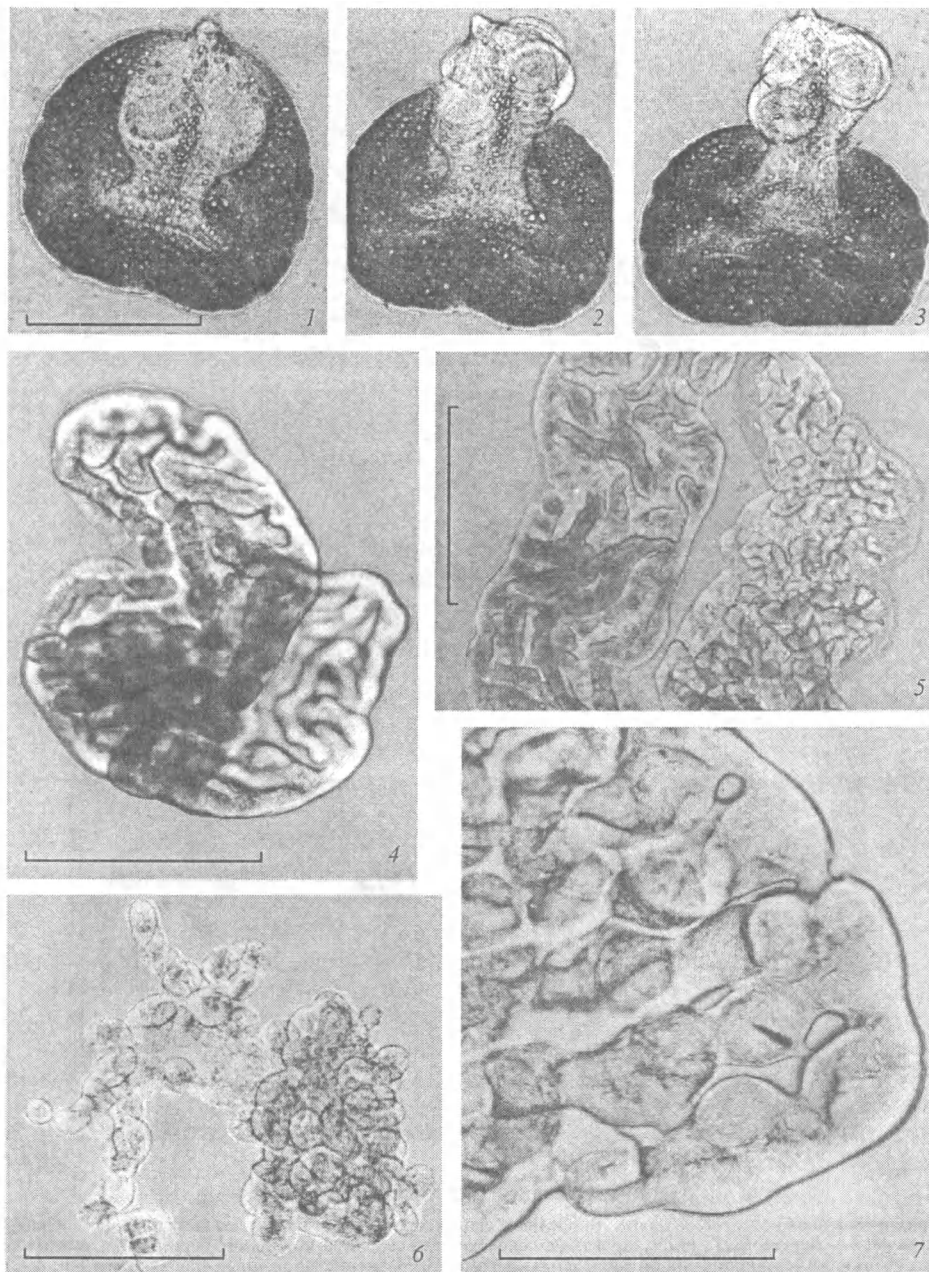


Рис. 2. Эксцистирование и морфогенез церкомера *Unciunia raymondi*.

1—3 — процесс эксцистирования дефинитивной метастостоды (темное поле — скопление экскреторных телец); 4—7 — морфогенез церкомера: стадия образования складок (4), стадия фрагментации складок (5, 7), стадия резорбции тканей церкомера в области борозд (6), дефинитивный церкомер на стадии формирования фолликулов. Масштаб: 1—3, 6 — 0.2 мм; 4, 5 — 0.4 мм; 7 — 0.1 мм.

Fig. 2. Excystation and morphogenesis of cercomer of *Unciunia raymondi*.

в процессе диапаузирования цистицеркоида. Поверхность церкомера постепенно становится бороздчато-складчатой: утолщенные, сливающиеся между собой извилины чередуются с утонченными участками церкомера, которые постепенно подвергаются резорбции (рис. 2, 4—7). Первоначально этот процесс приводит к образованию в церкорме многочисленных ячеек, а завершается формированием по краю церкомера многочисленных булавовидных долей. Церкомерная пластинка цистицеркоидов, продолжительное время диапаузирующих в хозяевах, оказывается глубоко рассеченной.

Эксцистирование цистицеркоида не сопровождается эвагинацией сколекса: присоски сколекса последовательно проталкиваются через инвагинационное отверстие цисты (рис. 2, 1—3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полное морфологическое и экологическое (развитие в жуках-мертвоедах) сходство описанных выше цистицеркоидов с цистицеркоидами *Ditestolepis diaphana* sensu Kisilewska, 1960 (Kisilewska, 1960) позволяет говорить о повторной находке этих личиночных форм. Однако ряд особенностей морфологии и развития *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960, а также наши безуспешные попытки вызвать экспериментальное заражение *Geotrupes* инвазионными синкапсулами *D. diaphana* (Cholodkowski, 1902) Soltys, 1952 приводят к заключению об ошибочности первоначального определения таксономической принадлежности этих лярвоцист. Во-первых, у *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960 есть хорошо выраженный рострум и хоботковая сумка, бокаловидные, не соприкасающиеся друг с другом присоски, а рудиментарный хоботок способен втягиваться внутрь сколекса. Строение сколекса у *D. diaphana* (Cholodkowski, 1902) иное. У этого специфичного паразита землероек на сколексе нет ни рострума, ни хоботковой сумки. Крупные присоски образуют общие присасывательные углубления на дорсальной и вентральной поверхностях сколекса, а рудимент ростеллюма не способен втягиваться (Vaucher, 1971). Во-вторых, организация цистицеркоида *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960 отличается от таковой всех известных в настоящее время метацестод Hymenolepididae, принадлежащих к группе неоцистицеркоидов: церкомер цистицеркоидов гименолепидид не отделяется от цисты ни в процессе развития, ни при диапаузировании в промежуточном хозяине (Гуляев, 1997а). В частности, он сохраняет морфологическую связь с цистой у цистицеркоида цестоды *Mathevolepis skrjabini* Sadovskaja, 1965 (syn.: *Cucurbilepis skrjabini*), таксономически близкой к типовому виду рода *Ditestolepis* (Обушенков, Руджанская, 1984). В то же время раннее отделение церкомера у цистицеркоида *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960 — характерная особенность формообразования архицистицеркоидов, утраченная в процессе становления организации метацестод сем. Hymenolepididae (Гуляев, 1997а). Поскольку среди архицистицеркоидов только метацестоды Dilepididae формируют на ранних стадиях ларвогенеза фибриллярную оболочку, внутри которой протекает развитие метацестоды, нам представляется более оправданным поиск половозрелой формы данной личинки не среди Hymenolepididae, а среди Dilepididae, имеющих невооруженный сколекс и паразитирующих у наземных позвоночных. Среди них *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960 наиболее близка к цестодам рода *Emberizotaenia*: *E. reductorhyncha* Spasskaja, 1957 и *E. raymondi* (Gigon, Beuret, 1991) Bona, 1994 (syn.: *Unciunia raymondi* Gigon, Beuret, 1991) (Спаская, Спасский, 1977; Bona, 1994). Однако Саламатин (2001) установил, что среди дилепидид, паразитирующих у воробьиных птиц Палеарктики, вооружение на рудиментарном хоботке отсутствует только у

U. raymondi, в то время как на хоботке *E. reductorhyncha*, вопреки первоописанию вида (Спасская, 1957), им обнаружены хоботковые крючья. На основании этих данных *U. raymondi* была выведена из рода *Emberizotaenia*, в составе которого сохранен только его типовой вид *E. reductorhyncha* Spasskaja, 1957 (Саламатин, 2001).

На основании вышеизложенного цистицеркоид *D. diaphana* sensu Kisilewska, 1960 в действительности оказывается личиночной формой дилепидной цестоды *Unciunia raymondi* Gigon, Beuret, 1991, паразитирующей у дроздов в Европе (Gigon, Beuret, 1991; Georgiev, Genov, 1993; Саламатин, 2001). Обнаружение личиночной формы *U. raymondi* у беспозвоночных Северо-Восточного Алтая — первая находка данной цестоды в азиатской части России.

Среди морфоэкологических типов архицистицеркоидов Dilepididae, формирующих на ранних стадиях развития фибриллярную оболочку, ларвоциста *U. raymondi* наиболее близка к криптоцерку (Гуляев, Корниенко, 1998). Криптоцерки — цистицеркоиды дилепид триб Choanotaeniini и Anomotaeniini, развивающиеся в наземных и водных олигохетах, насекомых, а также низших ракообразных (Спасский, 1981). Характерной особенностью этого морфоэкологического типа цистицеркоидов является фрагментация хвостоподобного церкомера на овальные фолликулы, содержащие первичную лауну (Бондаренко, Томиловская, 1979; Gabrion, 1975). Морфология церкомера у длительное время диапаузирующей в организме промежуточного хозяина ларвоцисты *U. raymondi* такова, что делает ее внешне сходной с типичными криптоцерками Dilepididae: у этих метацестод церкомер и его дериваты (церкомерные фолликулы) формируют буферный слой между фибриллярной оболочкой и цистой цистицеркоида. Однако в отличие от криптоцерков у цистицеркоида *U. raymondi* церкомер имеет форму уплощенной дорсовентрально пластинки и лишен первичной лауны. Кроме того, существенно различается морфогенез церкомера этих ларвоцист. Церкомер *U. raymondi* за счет резорбции тонких участков становится сначала перфорированным, а затем по его краю образуются многочисленные неотделяющиеся фолликулы.

Принимая во внимание вышесказанное, мы выделяем цистицеркоид *U. raymondi* в самостоятельный морфоэкологический тип, для которого предлагаем название плакоцерк (placocercus). Среди цистицеркоидов Dilepididae близкий по морфологии церкомер отмечен также у ацеркоцисты *Dilepis undula* (Гуляев, 1997б). Несмотря на то что церкомер *U. raymondi* неподвижен и, по-видимому, лишен мускулатуры, пластинчатая форма и отсутствие первичной лауны у этих личинок могут указывать на сходство между ними и, следовательно, имеют важное значение для реконструкции основных этапов и направлений преобразования организации метацестод в филогенезе дилепидид.

Таким образом, жизненный цикл *U. raymondi* осуществляется в наземных биогеоценозах, а роль ее промежуточных хозяев выполняют различные наземные членистоногие (жуки и диплоподы).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (99-04-49974).

Список литературы

- Бондаренко С. К., Томиловская Н. С. Новый род дилепидид — *Rauschitaenia* gen. nov. и жизненный цикл *R. ancosa* (Mamaev, 1959) comb. nov. — паразита бекасов // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. Новосибирск: Наука, 1979. С. 29—37.
- Гуляев В. Д. Классификация метацестод как система жизненных форм паразитических личинок цестод // Бюл. МОИП. 1997а. Т. 102, вып. 2. С. 26—33.

- Гуляев В. Д. Развитие метацестоды *Dilepis undula* (Schrank, 1788) (Cestoda; Cyclophyllidae; Dilepididae) — примитивного нелакунарного цистицеркоида // Зоол. журн. 1997б. Т. 76, вып. 9. С. 985—991.
- Гуляев В. Д., Корниенко С. А. О морфологическом своеобразии цистицеркоидов *Monocercus* Villot, 1882 (Cestoda: Cyclophyllidae: Dilepididae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 141—145.
- Обушенков И. Н., Руджанская А. Ф. Развитие *Hymenolepis scutigera* и *Cucurbilepis skrjabini* (Cestoda: Hymenolepididae) из насекомых-млекопитающих // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 4. С. 321—324.
- Саламатин Р. В. Циклофиллидные цестоды семейства Dilepididae сухопутных птиц Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии, 2001. 20 с.
- Спасская Л. П. К фауне цестод птиц Коми АССР // Acta veterin. Acad. Sci. Hungar. 1957. Vol. 7, fasc. 2. P. 186—207.
- Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц СССР. Дилепидиды сухопутных птиц. М.: Наука, 1977. 301 с.
- Спасский А. А. Основные типы жизненных циклов дилепидоидных цепней // ДАН СССР. 1981. Т. 257, № 6. С. 1508—1510.
- Bona F. V. Family Dilepididae // Keys to the cestode parasites of vertebrate / Ed. Khalil L. F., Jones A., Bray R. A. CAB INTERNATIONAL. Wallingford, 1994. P. 443—554.
- Gabriel C. Etude experimentale du developpement larvaire d'*Anomotaenia constricta* (Molin, 1858) Cohn, 1900, chez un Coleoptere *Pimelia sulcata* Geoffr. // Z. Parasitenk. 1975. Bd 47. S. 249—262.
- Georgiev B. B., Genov T. *Ptilotolepis raymondi* (Gigon et Beuret, 1991) comb. n. (Cyclophyllidae, Dilepididae): New geographical record and synonymy // Acta Parasitol. 1993. Vol. 38, N 3. P. 119—123.
- Gigon P., Beuret J. Contribution à la connaissance des helminthes d'oiseaux dans le nord-ouest de la Suisse // Rev. Suis. Zool. 1991. T. 98, N 2. P. 279—302.
- Kisilewska K. The life cycle of *Soricina diaphana* (Cholodkowsky, 1906) Zarnowski, 1955 (Hymenolepididae) // Bull. Acad. polon. Sci. 1960. T. 8. P. 219—222.
- Vaucher C. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision taxonomique et biologie // Rev. suisse zool. 1971. T. 78, N 1. P. 1—113.

Институт систематики
и экологии животных СО РАН,
Новосибирск, 603091; gulyaev@ngs.ru
Новосибирский государственный
педагогический университет

Поступила 20.06.2002

ON A LIFE CYCLE OF *UNCIUINIA RAYMONDI* (CESTODA: CYCLOPHYLLIDEA: DILEPIDIDAE)

V. D. Gulyaev, L. A. Ishigenova

Key words: Cestoda, Dilepididae, *Unciunia raymondi*, life cycle, cysticercoïd, cercomer, morphogenesis.

SUMMARY

Cysticercoïds of the cestode *Unciunia raymondi* Gigon et Beuret, 1991 (Cyclophyllidae: Dilepididae), a parasites of palaearctic thrushes (*Turdus*), taken from spontaneously infected *Geotrupes* and black wireworm *Cylindrochloa* in the North-eastern Altai, is described. An identity of cysticercoïds of *U. raymondi* and *Ditostolepis diaphana* sensu Kisilewska, 1960 has been stated. During the development within the fibrillate membrane, the metacestode of *U. raymondi* separates the cercomer from the cyst anlage in the late scolexogenesis. There is no the primary lacuna in the lamellated cercomer without any musculature. Its primarily smooth surface gradually becomes sulcate and plicate. In the result of some segments break-up, the cercomer lamella comes to be perforated with its margins deeply jagged. Metacestode of *U. raymondi* metacestode is compared with cryptocercus of Dilepididae, which also develops within the fibrillate membrane. Based on peculiarities of the morphogenesis of cercomer, the cysticercoïd *U. raymondi* is assigned to a new morpho-ecological type, the *placocercus*.